动 物 学 研 究 1992, 13(4):375—380
Zoological Research

ISSN 0254—5853
CN 53—1040/Q

阔口尖毛虫无性生殖和生理改组过程的比较

顾福康 张作人

(华东师范大学生物学系 上海 200062)

摘要 阔口尖毛虫无性生殖中先后发生后口围带原基，前、后的波动膜原基，额腹横棘毛原基和左、右缘棘毛原基，老口围带也在此期间更新，结果形成2套新纤毛结构，原老结构瓦解消失；生理改组时按同样顺序产生口围带原基等几类腹面纤毛原基，结果形成1套新纤毛结构，替换老结构。在这两个截然不同的过程中，新纤毛结构的分化和老纤毛结构退化时也表现出某些相似的特征。作者据此推测，这种纤毛虫无性生殖和生理改组中，纤毛原基的发生、发育和定位在细胞控制机理上可能是相同的。

关键词：阔口尖毛虫，无性生殖，生理改组，形态发生，原基

纤毛虫是一类细胞结构十分复杂的真核细胞。研究它的形态及纤毛结构的形态发生，是探讨真核细胞模式和模式形成的一个重要方面（Frankel, 1984）。作者在腹毛目纤毛虫阔口尖毛虫(*Oxytricha platystoma*)上观察到，细胞在正常条件下经历无性生殖及其纤毛结构的正常形态发生，在饥饿状态下则往往进行生理改组，而出现纤毛结构更新的形态发生过程。之后如提供适当的食物，纤毛虫又能恢复正常的生命活动。尽管纤毛虫的无性生殖和生理改组是两种不同的生命现象，两者纤毛结构形态发生的结果也是不同的，但其中纤毛原基的发生、发育和定位等却表现出某些相似的特征，这对于揭示真核细胞模式形成机理可能是有意义的。

材 料 和 方 法

材料 1990年秋季在上海动物园小湖内采集，经分离和建立纯系培养的阔口尖毛虫。

方法 （1）在室温下，用草履唇滴虫（*Chilomonas paramecium*）作食料，定时喂食，获得进行无性分裂生殖的尖毛虫；（2）取非分裂时期的尖毛虫，用池塘过滤水洗涤，除去食料生物，不喂食，作“饥饿”处理数小时，使尖毛虫发生生理改组；（3）分别取处于无性生殖和生理改组不同阶段的尖毛虫，应用作者等改进的蛋白银染色方法（庞延斌等，1983）及扫描电镜技术显示无性生殖和生理改组的尖毛虫形态及其腹面纤毛结构的演化。显微镜标本以Leitz Vario-Orthomat装置照相。扫描电镜标本的制备、观察和照相按作者以前的报道（顾福康等，1987 a）。

本文1991年3月20日收到，同年10月25日修回。

结 果

一、非分裂时期形态 尖毛虫体长80.73—140.37微米，宽34.86—55.05微米，长宽比约2.5：1。腹面纤毛系统包括口围带、波动膜、额腹横棘毛和左、右缘棘毛（图版Ⅰ：1）。口围带位于虫体左前侧，由39—47片小膜组成，前端至基部长度为33.03—50.46微米。口围带中除前、后部分的小膜外，大部分小膜含4列基体，前1列基体最短，第2列较长，第3、4列基体最长且两者长度相近（图版Ⅰ：2）；波动膜含2列基体，基体列特长，两列基体后部分成x形交叉，前部分则沿纤毛虫口腔壁弯曲成环形。其中1列基体位于右侧口腔壁边缘，基体向上方伸出的纤毛特别长，纤毛紧密组排形成的膜片长而宽。在这片波动膜内纤毛的弯曲变化使之呈现明显的形态变化(图版Ⅱ：14、15）。由左侧1列基体形成的一片波动膜位于口腔壁内缘，被掩盖在口腔内并不外露；额腹横棘毛18根，在腹面按8-5-5模式分布；左、右缘棘毛各1列，左缘棘毛13—21根，右缘棘毛19—27根。另外，背面纤毛系统包括6列背触毛和3根尾棘毛。

尖毛虫细胞内含2个大核，1—7个小核。大核在细胞中部成纵向排列，小核在大核附近。经检查，同一克隆的不同个体，其大小、腹面纤毛系统及核器组成等有一定差异。

二、无性生殖周期中腹面纤毛结构的形态发生 尖毛虫每一大核中的外端各产生一条复制带时，在腹面左侧第1根横棘毛近前方出现少量聚集在一起的基体，并迅速增多，在横棘毛和老口围带基部之间的一个狭长区内形成后口围带原基区（图版Ⅰ：3、4、5）。接着，原基区内基体按从前至后顺序组装成小膜。至原基区大部分基体组装成一片片整齐排列的小膜时，原基区变为前部窄，后部宽。前部分小膜开始弯曲时，基体长出纤毛。原基区中前部分小膜进一步弯曲后，全部小膜趋于发育成熟。

后口围带原基区发育中，开始老口围带中自基部的小膜纤毛疏散开，逐渐缩短、消失。在原小膜位置，重新长出新纤毛芽，形成新小膜（图版Ⅱ：16）。虫体分成前、后仔虫时，后口围带原基发育成后仔虫的口围带，而在老口围带位置也已形成整齐排列的新小膜，组成前仔虫口围带。

后口围带原基组装小膜时，在其右侧，基体迅速增殖，新基体聚集，形成1列后波动膜原基。同时，在老口围带右侧的波动膜逐渐瓦解，自其后端开始，基体分散开来。随后，在瓦解着的波动膜位置，出现许多基体，形成1列前波动膜原基，并与其右侧发育中的口围带成平行排列，它们前端各自向右前方分出1段原基到额腹横棘毛原基区中（图版Ⅰ：6）。至虫体分成明显的前、后两部分时，前、后各列波动膜原基中，基体自前到后分开各成2列原基，并长出纤毛，形成波动膜膜片。虫体分裂时，前、后波动膜原基已成相应仔虫的新波动膜。

在前、后波动膜原基右侧几乎同时发生前、后额腹横棘毛原基。开始时，于所在区域内部额腹棘毛（常见第6—8根额棘毛和第1—3根腹棘毛）解体，随着迅速产生各含5列基体的前、后额腹横棘毛原基区（图版Ⅰ：6）。接着，在前、后原基区中，自左至右，5列原基各成3、3、3、4、4段，每段原基逐渐长出纤毛，并向一定方向

迁移和定位（图版Ⅰ：7、8），最终成为前、后仔虫的额腹横棘毛。前、后额腹横棘毛原基区中各段相应的原基形成新棘毛时的定位模式是一样的：由波动膜原基分出的1段，第1、2列原基分出的前2段和第3列原基分出的前1段及第5列原基分出的前2段成为8根额棘毛；由第1—5列原基分出的各后1段原基共5段成为5根横棘毛；由第3—5列原基分出的其余共5段成为5根腹棘毛。也有少数尖毛虫前额腹横棘毛原基由6列基体组成（图版Ⅰ：7），此时原基发育成熟后，形成的额腹横棘毛数往往超常。在虫体演化中，处于前、后部分的老额腹横棘毛并无明显变化，至两仔虫分开时这些老棘毛还依然存在。

左、右缘棘毛的分化按先右后左的顺序进行。在老缘棘毛列中，自前至后约于第1（或2）—5根缘棘毛和第11—15根缘棘毛范围内，老缘棘毛瓦解，基体分散开。同时在棘毛瓦解区形成前、后右缘棘毛原基；在老的左缘棘毛列中，约于第1—4根缘棘毛和第8—11根缘棘毛范围内，按同样方式形成前、后左缘棘毛原基。缘棘毛原基（图版Ⅰ：7、8）各沿残剩的老缘棘毛列右侧向后伸展，分成段，并逐渐长出纤毛，发育成为前、后仔虫的左、右缘棘毛。老缘棘毛在虫体分裂过程中逐步瓦解。

三、生理改组过程中腹面纤毛结构的形态发生　尖毛虫生理改组时，2个大核有相互靠近的趋势，但没有DNA合成的迹象。此时在老口围带和左侧第1根横棘毛之间的区域，基体迅速增殖，聚集成口围带原基（图版Ⅰ：9）。原基区不断向前推移扩大，至接近老口围带基部。原基区前部的基体组装成小膜（图版Ⅰ：10）时，老口围带基部小膜开始瓦解。新小膜与老口围带基部接续后，逐渐替换老小膜（图版Ⅱ：11、12）。最终，新口围带在老口围带位置形成。

口围带原基发生时，老波动膜迅速瓦解。首先，波动膜的基部开始瓦解，随即在其右侧也出现少量按纵向定位线性排列的基体（图版Ⅰ：9）。不久，老波动膜前部基体也解体，基体不规则地聚集在一起。至第6—8根额棘毛和第1—3根腹棘毛基部瓦解，产生分散的基体时，在这一范围内新基体也迅速增殖，结果在老口围带右侧形成1列波动膜原基和5列额腹横棘毛原基（图版Ⅰ：10）。

开始时，波动膜原基的基体成细线状，原基右侧是瓦解中的老波动膜基体分散、无秩序排列的一个颗粒区。老波动膜瓦解后，伴随着出现一条含有更多基体的波动膜原基。波动膜原基前端分出1段原基到额腹横棘毛原基区，此时波动膜原基的前端基体成分散状，后部基体已较紧密地排列在一起（图版Ⅱ：11）。整个原基形成基体紧密聚集的带后，基体又进行重组，结果1列原基按纵向分开成2列。此后每列逐渐长出纤毛，演化成正常形态的波动膜（图版Ⅱ：13）。

在额腹横棘毛原基区，初期5列原基中基体组成的条索长短不一。每列原基发育变大，5列原基变得长短相近后，便发生分段和迁移（图版Ⅱ：11、12）。大多数情况下，这5列原基按自左至右顺序各分成3、3、3、4、4段，连同波动膜原基分出的1段共18段。每段原基经历与无性生殖时期相同的原基定位过程，成为尖毛虫的新额腹横棘毛（图版Ⅱ：13）。

左、右缘棘毛原基最后发生。先在右缘棘毛列中约第1（或2）—6（或7）根缘棘毛范围内，老缘棘毛基部解体，在相应位置形成1列右缘棘毛原基（图版Ⅰ：10；图

版Ⅰ：11）。按同样方式，在左缘棘毛列中约第1—5根缘棘毛范围内，老缘棘毛基部也解体，形成1列左缘棘毛原基（图版Ⅱ：11）。左、右缘棘毛原基分段（图版Ⅱ：12），发育成尖毛虫的新左、右缘棘毛（图版Ⅰ：13）。

生理改组时，尖毛虫前部变宽，向后逐渐变窄。生理改组后，尖毛虫腹面已含有1套与原模式一样的新纤毛系统，但后部尚有某些老纤毛结构处于瓦解中，细胞形态已接近正常（图版Ⅰ：17）。

讨 论

1. 应用蛋白银染色和扫描电镜方法显示了阔口尖毛虫特殊形态的波动膜。据目前报道，腹毛目纤毛虫中除游仆虫类纤毛虫的波动膜是由许多纤毛聚集成刷子样结构（顾福康等，1987a）外，大多数纤毛虫的波动膜由2—3个纤毛片组成，波动膜在形态大小上没有特殊之处，例如波动膜含2个纤毛片的棘尾虫（*Stylonychia*）(Ammermann等，1983）、侧毛虫（*Pleurotricha*）（Martin-Gonzalez等，1984）和翁尼柯虫（*Onychodromus*）（Foissner等，1987）及含有3个纤毛片的尾柱虫（*Urostyla*）（张作人等，1981）。尽管阔口尖毛虫的波动膜也含2个纤毛片，但组成纤毛膜的纤毛特别长，每个纤毛片基部相应的基体列也特别长，以致波动膜纤毛的不同弯曲变化能使波动膜呈现明显的形态变化。这种“巨大型”波动膜的情况在其他纤毛虫尚未见报道。

2. 阔口尖毛虫无性生殖中腹面纤毛结构形态发生时先出现口围带原基以及老口围带更新，此后按序产生前、后的波动膜原基、额腹横棘毛原基和左、右缘棘毛原基，原基发育分化的结果形成前、后仔虫的2套新纤毛结构，原有的1套老纤毛结构瓦解消失；生理改组时按同样顺序产生口围带原基等腹面纤毛原基，结果形成1套新纤毛结构，替换老结构。比较这种纤毛虫无性生殖中的形态发生和生理改组过程，前者是正常条件下纤毛结构的分化现象，它涉及到新结构的再建，及伴随着新细胞的繁殖；后者则是细胞在饥饿状态下一种特殊的结构改组，它仅是分化新纤毛结构替换老结构的过程，没有新细胞的增加。然而无论是无性生殖还是生理改组，最早发生的口围带原基总是在左侧第1根横棘毛和老口围带之间的区域内，并且此后其他各类原基发生的顺序、以及原基发育的命运、定位模式等也都有某些相同的特征。因此作者推测，尽管这一纤毛虫的无性生殖和生理改组是两种不同的生命现象，但两者其纤毛结构形态发生中各类原基的发生、发育和定位等在细胞控制机理上可能是相同的。

3. 以前的研究已经揭示，纤毛虫形态发生中皮层先存结构有重要作用（顾福康等，1990a）。阔口尖毛虫无性生殖和生理改组中，口围带原基发生早期老纤毛结构均没有变化的迹象，但此后的几类原基发生时，附近或所在区域的老纤毛结构都有变化，例如随着老波动膜解体、基体分散开来，发生波动膜原基；额腹横棘毛原基发生时，处于原基区的几根额腹棘毛全部瓦解；左、右缘棘毛原基则是在几根瓦解着的老缘棘毛范围内发生，并沿老缘棘毛右侧向后发育伸展等。因此，这些老纤毛结构对纤毛原基的形成作用值得进一步研究。另外，作者曾经指出，贻贝棘尾虫（*S. mytilus*）对折纵断片再生调节和纤毛模式形成中，老口围带可能是重要的前极参照点（顾福康等，1990c）。本

文纤毛虫的纤毛结构形成中，在细胞前部的几根老额棘毛或后部的2根腹棘毛及5根横棘毛均没有明显变化，它们在新纤毛模式形成后才逐渐退化，这些老棘毛对尖毛虫形态发生极性定位的作用也可能是重要的。

4.纤毛虫形态发生的结果，前仔虫是继承亲体的老口围带，还是重新建成新口围带，对大多数纤毛虫尚缺少详细的观察和证据。作者在游仆虫上已经观察到于老口围带位置重新形成新口围带的现象（顾福康等，1987 b，1990 b）。本研究中，生理改组时尖毛虫的老口围带由新口围带所代替，还有证据表明，无性生殖的结果前仔虫口围带也是在老口围带位置形成的。

图 版 说 明

图版 I

1.阔口尖毛虫腹面口围带（AZM)、波动膜（UM)、额腹横棘毛（FC、VC、TC）和左、右缘棘毛（LMC，RMC)，×720。（1—10蛋白银染色照片）

2.口围带小膜，×1800

3—5.口围带原基（AZMP）逐渐发展扩大，×720

6.前、后波动膜原基（UMP和额腹横棘毛原基（FVTP），波动膜原基前端分出一段原基（箭头所示）到额腹横棘毛原基区，×720

7、8.额腹横棘毛原基分段及每段原基迁移（箭头示含6列基体的额腹横棘毛原基），左、右缘棘毛原基发育伸长，×720

9.生理改组早期细胞中，口围带原基（AZMP）发生，波动膜自基部开始瓦解及其右侧出现少量基体（箭头所示）×650

10.口围带原基（AZMP，右箭头示几片组装的新小膜)、波动膜原基（UMP，前箭头示瓦解中的老波动膜)、额腹横棘毛原基（FVTP）和右缘棘毛原基（左箭头），×670

图版 II

11、12.口围带原基（AZMP）与老口围带基部接续，替换老小膜，额腹横棘毛原基分段及原基迁移，左、右缘棘毛原基（LMP，RMP）发育伸长，波动膜原基前端分出一段原基到额腹横棘毛原基区（箭头所示)，×720。（11—13蛋白银染色照片）

13.生理改组后纤毛虫腹面，×720

14、15.含不同弯曲状态纤毛的波动膜膜片（UM)×3750，×4500。（14—17扫描电镜照片）

16.在老口围带位置，新纤毛芽正在发育伸长，形成新小膜（箭头所示)，×5550

17.生理改组后不久的纤毛虫（箭头示几根老腹棘毛和横棘毛），×1000

参 考 文 献

张作人，庞延斌，邹士法，1981．尾柱虫(*Urostyla cristata*)的形态发生研究．动物学研究，2（1）：1—9．

庞延斌，顾福康，邹士法．1983．应用于腹毛类纤毛虫的一种改进的蛋白银染色方法．华东师范大学学报（自然科学版），4：87—93．

顾福康，庞延斌，张作人．1987 a．一种游仆虫无性分裂生殖的研究，I．形态学和核器的演化．动物学报，33：（3）：244—247．

顾福康，庞延斌，张作人．1987 b．一种游仆虫无性分裂生殖的研究，II．无性分裂过程中皮层结构的形态发生．动物学报，33（4）：362—366．

顾福康，张作人．1990 a．腹毛目纤毛虫无性生殖周期中形态发生的研究．华东师范大学学报（自然科学版），2：84—93．

顾福康，张作人．1990 b．包囊游仆虫的皮层及其纤毛结构的形态学研究．华东师范大学学报（自然科学版），4：102—109．

顾福康，邹士法，张作人。1990 c。棘尾虫对折右纵断片的再生和纤毛模式形成的研究。动物学报，36(4)：335—340。

Ammermann. D. and Schlegel, M. 1983. Characterization of two sibling species of the genus *Stylonychia* (Cilitata, Hypotricha): *S. mitylus* Ehrenberg, 1938 and *S. lemnae* n. sp. I. Morphology and reproductive behavior. *J. Protozool.*, 30(2): 290-294.

Foissner. W., Schlegel, M. and Proscott, D. M. 1987. Morphology and morphogenesis of *Onychodromus quadricornutus* n. sp. (Ciliophora, Hypotrichida), an extraordinarily large ciliate with dorsal horns. *J. Protozool.*, 34(2): 150-159.

Frankel, J. 1984. Pattern formation in ciliated protozoa. In "Pattern formation: a primer in developmental biology" (ed. by Malacinski, G. M. and Bryant, S. V.), Macmillan, pp. 163-196.

Martin-Gonzalez, A., Serrano, S. and Fernandez-Galiano, D. 1984 New aspects of the morphology of *Pleurotricha lanceolata* (Ciliophora, Hypotrichida): cirral and membranellar patterns and fibrillar systems. *J. Protozool.*, 31(2): 347-351.

THE COMPARISON BETWEEN ASEXUAL REPRODUCTION AND PHYSIOLOGICAL REORGANIZATION OF *Oxytricha platystoma*

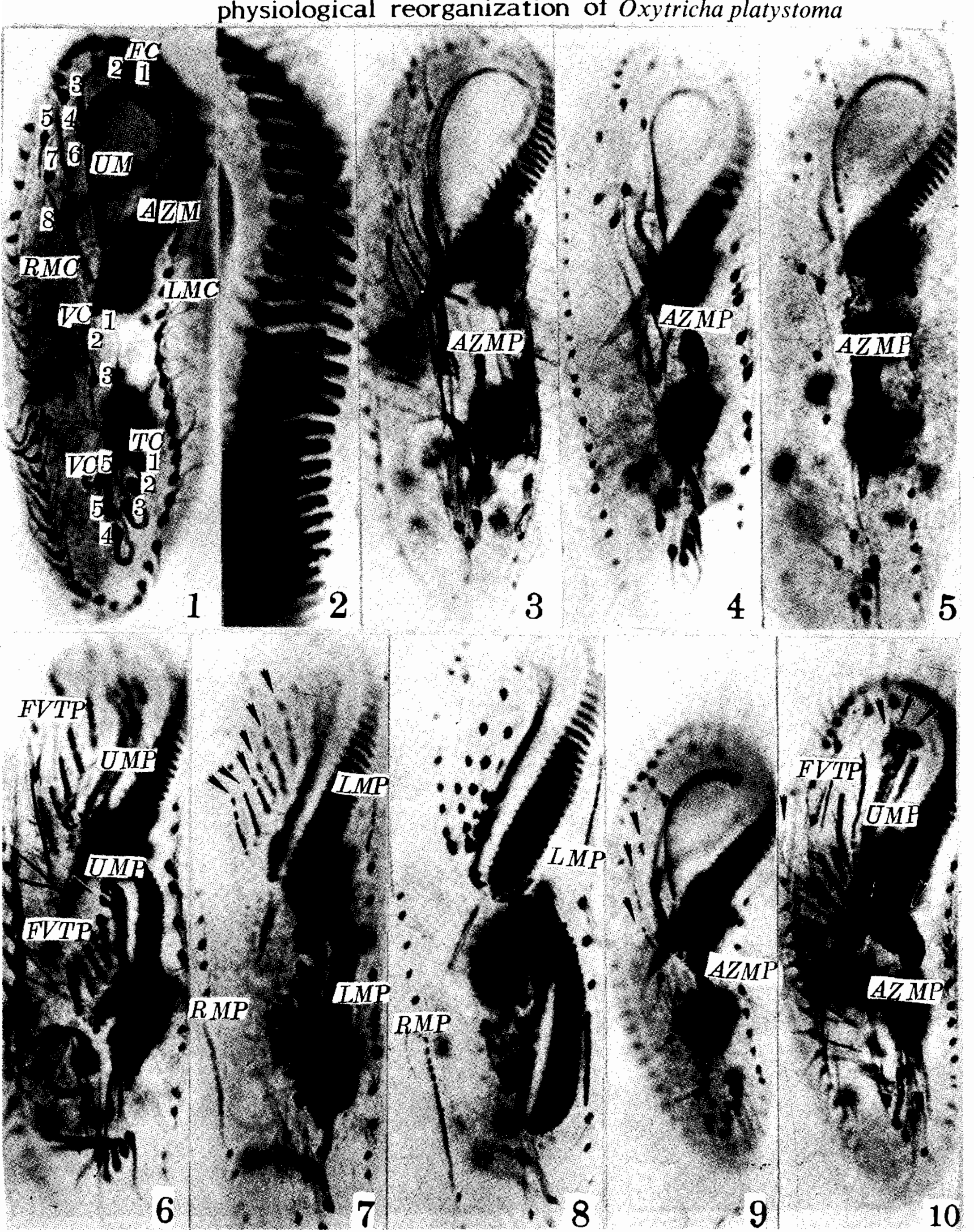
Gu Fukang Zhang Zuoren

(*Department of Biology, East China Normal University, Shanghai* 200062)

Protargol staining technique and scanning electron microscopy are used to study the morphology of *Oxytricha platystoma*, and morphogenesis of the ventral ciliatures during asexual reproduction and physiological reorganization. During asexual reproduction, adoral zone of membranelles primordium (AZMP, future opisthe) occurs at first, then, undulating membrane primordium (UMP), frontal-ventral-transverse cirri primordia (FVTP) and left- & right marginal cirri primordia (LMP, RMP) (future proter and opisthe) appear in succession while old AZM renews. The result is that two sets of ventral ciliatures are developed and old ciliatures are disintegrated and disappeared. During physiological reorganization, AZMP, UMP, FVTP, LMP, and RMP formed in the same sequence as asexual reproduction. As a results, a set of ciliatures are produced and old ciliatures are replaced by the new ones. Because there are certain similar characters in the differentiation of new ciliatures and the degeneration of old ones, it is postulated that the regulation mechanism is same in occuring, developing and locating of the ciliary primordia for both the asexual reproduction and the physiological reorganization.

Key words: *Oxytricha platystoma*, Asexual reproduction, Physiological reorganization, Morphogenesis, Primordium

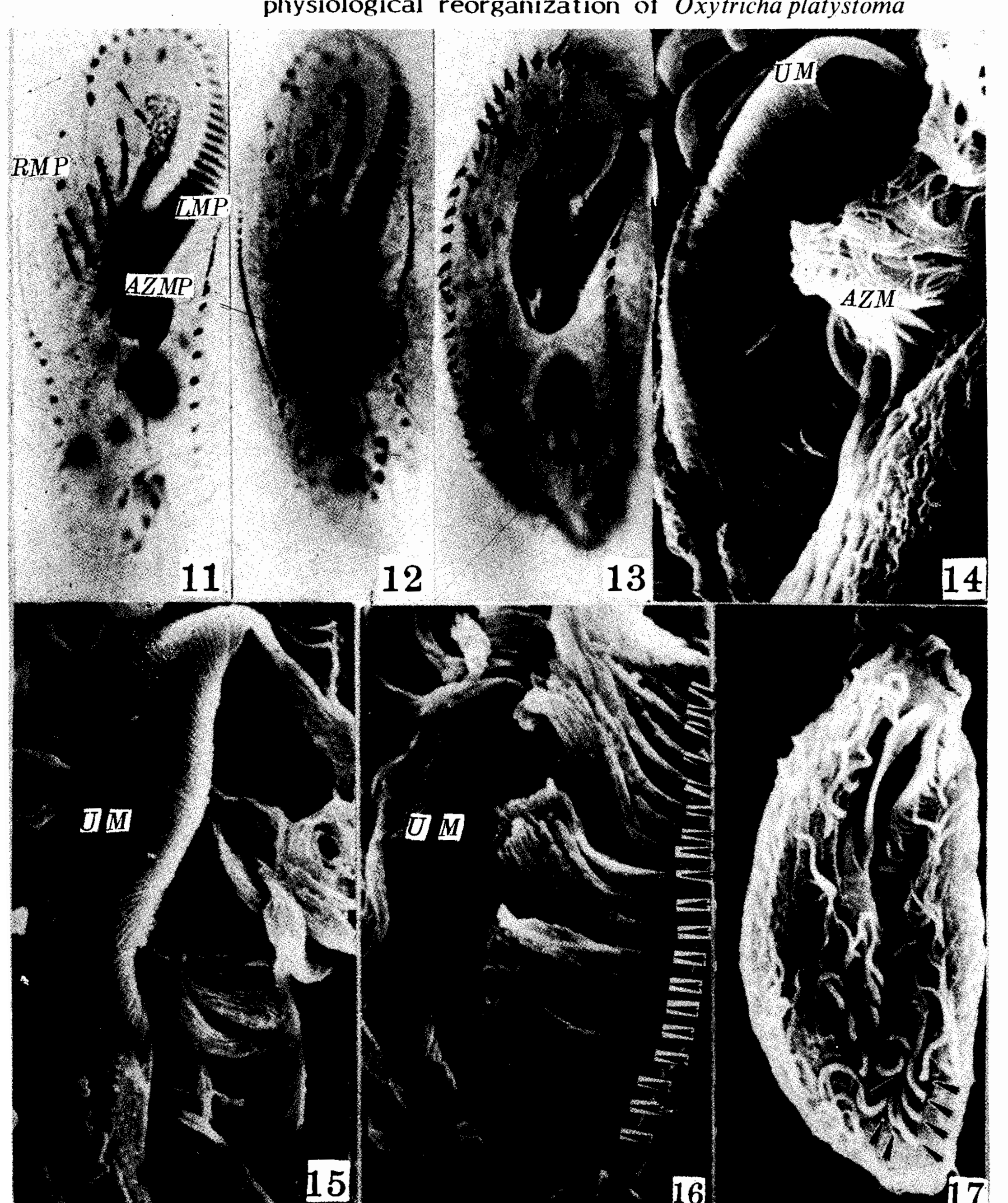
Gu Fukang *et al.*: The comparison between asexual reproduction and physiological reorganization of *Oxytricha platystoma*



（图版说明在正文内）

顾福康等：阔口尖毛虫无性生殖和生理改组过程的比较　　图版Ⅱ

Gu Fukang *et al.*: The comparison between asexual reproduction and physiological reorganization of *Oxytricha platystoma*



（图版说明在正文内）